

*Archeterokrohnia rubra* n. gen., n. sp.,  
nouveau Chaetognathe abyssal de l'Atlantique nord-africain :  
description et position systématique, hypothèse phylogénétique

par Jean-Paul CASANOVA

**Résumé.** — Un nouveau genre de Chaetognathe benthoplanctonique abyssal (vivant à proximité du substrat par 4 000 m de profondeur environ), *Archeterokrohnia*, est décrit d'une station de l'Atlantique nord-africain. Il se distingue du genre voisin *Heterokrohnia* par le plus grand développement de la musculature transversale du tronc, caractère archaïque, par l'organisation de ces fibres musculaires et quelques particularités anatomiques de l'appareil génital qui rappellerait davantage encore celui de l'ancêtre Mollusque dont pourraient dériver les Chaetognathes. Ce genre est donc actuellement le plus primitif du phylum et est rangé, avec *Heterokrohnia*, dans la sous-classe des Syngonata. Ainsi, comme dans d'autres groupes zoologiques (Mollusques et Crustacés, notamment), les Chaetognathes ayant conservé des caractères archaïques vivent à grande profondeur. Une comparaison morphologique entre la tête d'un Gymnosome (Mollusque) inédit et celle d'un Chaetognathe montre des analogies frappantes permettant de « reconnaître » déjà chez ce Gymnosome les organes typiques de la tête des Chaetognathes : crochets, dents, organes vestibulaires, glandes apicales, yeux, couronne ciliaire, organe rétro-cérébral et tentacules de certaines Spadelles. Certes, d'autres preuves restent à avancer pour affirmer que les Chaetognathes ont dérivé d'un Gymnosome ou d'un ancêtre commun, mais les observations anatomiques et morphologiques précitées apportent des arguments nouveaux à cette ancienne théorie phylogénétique.

**Abstract.** — *Archeterokrohnia rubra* n. gen. n. sp., a new abyssal Chaetognath from the north-african Atlantic : description and classification, phylogenetic hypothesis. — A new abyssal benthoplanctonic Chaetognath genus is described. It was found near the bottom (about 4 000 m depth) at a station in the north-african Atlantic. It differs from the related genus *Heterokrohnia* in several characters : greater development of transverse trunk musculature which is a primitive feature, the disposition of muscle fibers and certain aspects of the genital apparatus which is reminiscent of the Mollusc ancestor from which Chaetognaths possibly descend. At the present time, this genus is the most primitive known in the phylum and, like *Heterokrohnia*, subclassified as a Syngonata. Thus, as in other animal groups (particularly Molluscs and Crustaceans), primitive Chaetognaths live at great depths. A morphological comparison between the heads of a heretofore undescribed Gymnosome (Mollusc) and a Chaetognath shows striking analogies, notably with regard to hooks, teeth, vestibular organs, apical glands, eyes, corona ciliata, retrocerebral organ and tentacles in certain *Spadella*. Further evidence is needed to firmly establish that Chaetognaths descend from Gymnosome or a common ancestor, but the above-mentioned anatomical and morphological observations provide new support for this old phylogenetic theory.

J.-P. CASANOVA, Laboratoire de Biologie animale (Plancton), Université de Provence, 3 place Victor Hugo, 13331 Marseille cedex 3, France.

Cinq nouvelles espèces de Chaetognathes benthoplanctoniques abyssaux ont été trouvées dans les récoltes du N.O. « Discovery » sur la station 9541 (20° N-21° W, 17-23 avril 1977), où des pêches verticales ont été faites à différents niveaux, depuis le fond (près de 4 000 m) jusqu'en surface, à l'aide de filets de type RMT 1 et RMT 8<sup>1</sup>. Quatre appartiennent au genre *Heterokrohnia* et sont décrites par ailleurs (CASANOVA, 1986, à paraître). Pour la dernière, la création d'un genre, voisin du précédent, s'impose en raison du grand développement de la musculature transversale qui s'étend sur presque la totalité du tronc, de l'organisation de ces fibres musculaires et de l'anatomie de l'appareil génital.

***Archeterokrohnia rubra* n. gen., n. sp.**

(Fig. 1)

La description porte sur six spécimens, récoltés entre 20 et 100 m au-dessus du fond ; les données numériques entre parenthèses concernent l'holotype<sup>2</sup>.

MORPHOLOGIE

Corps allongé. Région péri-orale et estomac rouge brique (d'où le nom spécifique retenu), malgré un séjour de huit ans dans le liquide de conservation.

Longueur totale : 9 à 22,5 mm (H = 18 mm). Segment caudal : 49,8 à 51,4 % de LT (H = 51,4 %) chez les grands spécimens. Le septum transversal n'est pas perpendiculaire à l'axe du corps mais oblique.

Tête très large et aplatie, de forme triangulaire. Glandes apicales présentes et enserrées dans une échancrure bien délimitée de la région antérieure, entre les dents antérieures. Dents antérieures : 4 à 9 (H = 5/9), coniques et fortes. Dents postérieures : 2 à 8 (H = 8/8), fines, irrégulièrement disposées. Deux paires d'organes vestibulaires : ceux de la paire antérieure, très développés, réguliers, en forme de crête élevée, hérissée de petites papilles ; ceux de la paire postérieure, plus réduits, portant latéralement une touffe de papilles. Crochets : 12 à 15 (H = 14/15) dont la pointe, droite, porte quatre petites protubérances. Yeux absents.

Système nerveux : Un gros ganglion cérébroïde bilobé dorsal, duquel partent cinq nerfs, s'observe dans la région médio-antérieure de la tête. Le ganglion ventral, visible seulement chez l'holotype, est court (0,6 mm pour LT = 18 mm) et mince. A demi-décollé, il paraît très fragile, ainsi d'ailleurs que les restes des cordons nerveux qui en partent, ce qui expliquerait son absence chez les cinq autres spécimens, où l'on ne peut repérer son emplacement ; sa position, au tiers postérieur du tronc, très originale, diffère de ce qu'elle est dans les autres genres.

1. Pour plus de détails, se reporter au travail de ANGEL et BAKER (1982).

2. L'holotype est déposé au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) sous le n° AW 681 ; les paratypes sont conservés dans les collections du Laboratoire (Marseille).

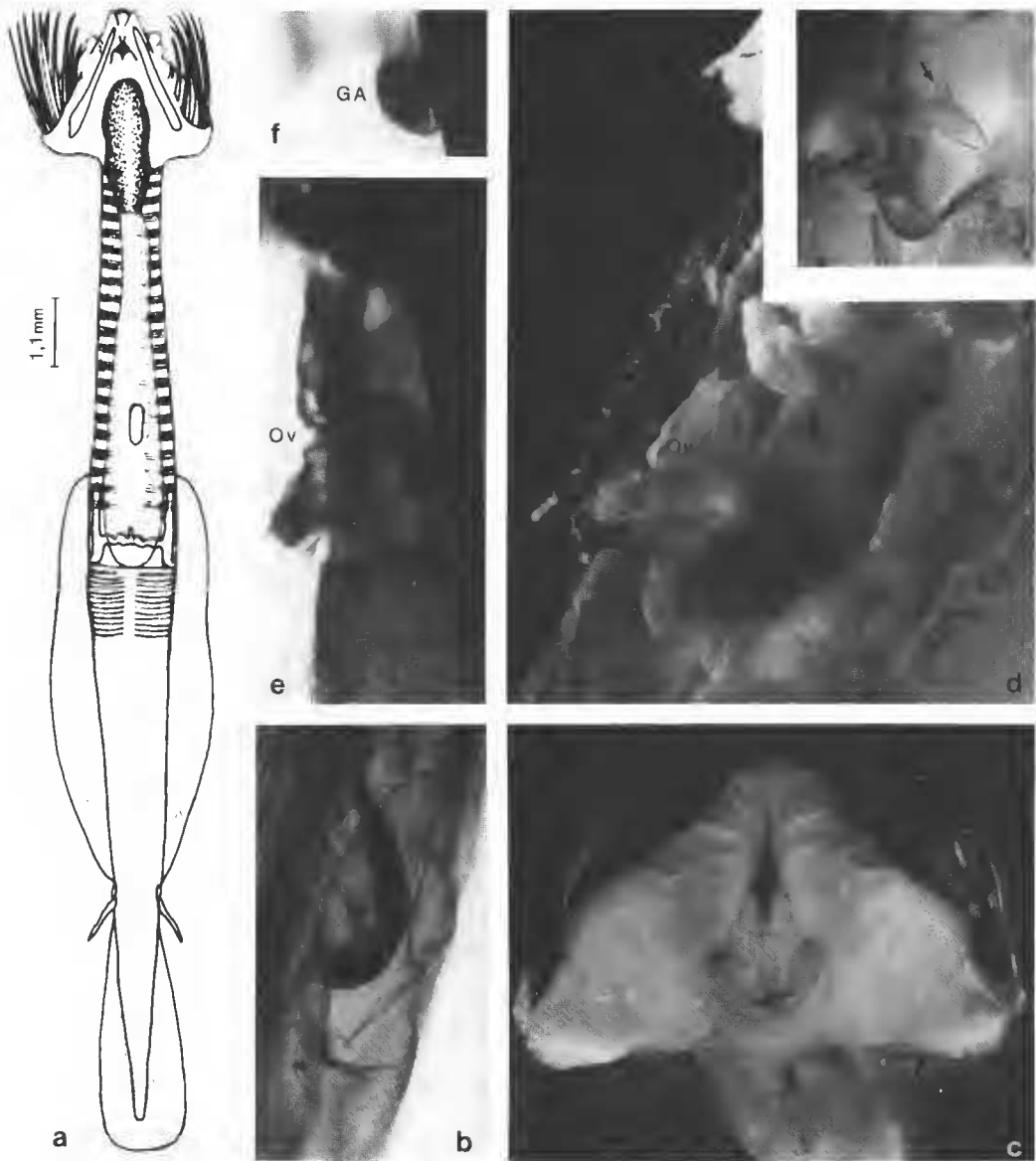


FIG. 1. — *Archeterokrohnia rubra* n. gen., n. sp. : a, vue dorsale ; b, ouverture séminale ; c, vue ventrale de la tête ; d, organes génitaux du tronc (le contour de la glande annexe est souligné en encart et son diverticule indiqué par une flèche) ; e, glande annexe s'abouchant à l'ovaire droit ; f, glande annexe (dont on voit le contenu) entourant l'intestin. E = estomac, GA = glande annexe, Ov = ovaire.

Nageoires latérales : une paire, débutant en arrière du ganglion ventral (à une distance égale à la moitié de sa longueur) et s'étendant jusqu'aux ouvertures séminales ; sa portion troncale est ainsi très réduite. Elle est dépourvue de rayons et l'on n'y observe que quelques fibrilles à proximité du corps. Nageoire caudale très allongée, engainant jusqu'à 35 % du segment caudal.

Couronne ciliaire non observée.

Tube digestif : il n'y a pas de diverticules intestinaux, mais la partie antérieure colorée est dilatée en un estomac qui se prolonge au-delà du cou (fig. 1 c), et dont la limite avec l'intestin est indiquée à la fois par une constriction marquée et la fin de la pigmentation ; les parois latérales internes de l'estomac sont tapissées de très nombreuses villosités.

La musculature transversale du tronc s'étend depuis la région du cou jusqu'à mi-distance entre l'extrémité postérieure du ganglion ventral et l'anus, soit sur plus de 80 % du tronc, contre 62 % au maximum chez *Heterokrohnia*. Par ailleurs, au lieu d'être régulièrement réparties, les fibres musculaires sont groupées par bandes distinctes, évoquant l'aspect qu'elles revêtent chez les Thaliacés. La musculature transversale caudale est située, comme chez les *Heterokrohnia*, dans la partie antérieure du segment caudal (11,5 %).

#### PARTICULARITÉS DE L'APPAREIL GÉNITAL

Il ressemble, par son organisation, à celui décrit dans le genre *Heterokrohnia* (CASANOVA, 1985). On observe deux ovaires, jamais très développés, contenant de petits ovules, de part et d'autre de l'intestin ; ils sont bordés extérieurement par un réceptacle séminal large, qui s'ouvre à l'extérieur par un orifice en avant du septum transversal. Du côté opposé à cette ouverture génitale femelle, part un gros conduit qui s'abouche au septum transversal et met donc en communication les ovaires et les cavités coelomiques caudales où sont situés les testicules. Par ailleurs, une « glande annexe », à fonction certainement sécrétoire, ceinture ventralement l'intestin et va déboucher dans les ovaires.

A ce niveau résident deux différences avec les *Heterokrohnia* : dans la région médio-ventrale de la glande annexe s'observe un petit diverticule de 0,2 mm de longueur, accolé à l'intestin ; la glande annexe ne débouche pas à la base de l'ovaire sur sa face ventrale (à proximité du canal allant au septum transversal) mais plus antérieurement et sur le côté interne.

Il existe peut-être une troisième différence : sur le trajet de la glande annexe, on remarque deux renflements au lieu d'un, qui pourraient correspondre à deux zones de sécrétion, mais cela peut n'être qu'une phase du cycle sécrétoire de la glande par laquelle pourrait passer aussi celle des *Heterokrohnia*.

Je n'ai pas observé de vésicules séminales du type classique chez les Chaetognathes, mais de simples orifices circulaires au milieu du segment caudal, munis chacun d'un prolongement postérieur tubulaire, étroit et membraneux, représentant peut-être les restes des vésicules.

Il est actuellement difficile d'expliquer le fonctionnement de cet appareil génital et j'ai émis l'hypothèse, à partir de son étude chez les *Heterokrohnia*, qu'on a affaire à une glande hermaphrodite (sorte d'ovotestis) en cours de séparation, celle-ci étant achevée chez les

autres genres de Chaetognathes. Cette hypothèse réactualise le rapprochement anciennement fait (jusqu'en 1907, mais abandonné depuis) des Chaetognathes avec les Mollusques, la glande annexe étant alors l'homologue de la glande à albumine et/ou de la glande nidamentaire.

#### POSITION SYSTÉMATIQUE ET HYPOTHÈSE PHYLOGÉNÉTIQUE

Il apparaît que la complexité de l'appareil génital est un caractère primitif. En effet, si elle représentait une adaptation évolutive à la vie à grande profondeur, on la retrouverait chez les espèces peuplant les zones océaniques bathyale et abyssale, telles qu'*Eukrohnia bathyantartica* et *Sagitta macrocephala*. Par ailleurs, elle ne s'observe que chez les deux genres présentant la musculature transversale latéro-ventrale la plus développée ; or, selon ТОКИОКА (1965), la présence de cette musculature caractérise précisément les Chaetognathes primitifs, opinion partagée par tous les auteurs depuis. On peut donc considérer que son existence à la fois dans le tronc et le segment caudal traduit un état plus primitif que celui dans lequel elle est limitée au tronc, comme chez les *Eukrohnia* ou les *Spadella* dont l'appareil génital s'apparente déjà à celui des genres dépourvus de musculature transversale (*Sagitta*, *Pterosagitta*, *Krohnitta* et *Krohnitella*).

Par sa musculature transversale, beaucoup plus étendue dans le tronc que chez *Heterokrohnia*, *Archeterokrohnia* serait donc actuellement le genre le plus primitif des Chaetognathes. Par son appareil génital également, dont le petit diverticule médio-ventral de la glande annexe pourrait être un vestige du conduit hermaphrodite de l'ovotestis de l'ancêtre Mollusque (plus précisément Gymnosome) s'ouvrant par l'orifice génital en avant de l'anus. On trouvera en annexe de cette note d'autres arguments en faveur de cette hypothèse.

Me fondant sur l'anatomie de l'appareil génital, j'ai récemment proposé (1985) de diviser la classe des Chaetognathes en deux sous-classes : Syngonata (gonades communicantes) et Chorismogonata (gonades sans communication). *Archeterokrohnia* et *Heterokrohnia* sont actuellement les deux seuls genres connus appartenant à la première sous-classe, au sein de laquelle ils sont rangés dans l'ordre des Biphragmophora (caractérisé par la présence de muscles transversaux dans le tronc et le segment caudal).

Les profondeurs océaniques, du fait de conditions de milieu relativement uniformes, constituent un refuge pour beaucoup de formes ancestrales. Nombre d'entre elles, appartenant à divers groupes zoologiques, y ont en effet été découvertes. Rappelons ici le cas bien connu de *Neopilina* pour les Mollusques. Parmi les organismes planctoniques, le Ptéropode Euthécosome bathypélagique *Thilea* (= *Limacina*) *helicoides* est celui qui se rapproche le plus de l'ancêtre Bullidae (RAMPAL, 1975) et le Copépode *Archimisophria discoveryi*, découvert entre 23 et 56 m au-dessus du fond à près de 3 000 m de profondeur au sud-ouest des Açores, est actuellement l'un des plus primitifs, notamment par la morphologie des antennes (BOXSHALL, 1983).

Ainsi, les Chaetognathes ne dérogent pas à cette règle, leurs représentants chez lesquels subsistent des caractères archaïques (appareil génital complexe et musculature transversale très développée) vivant dans le domaine abyssal.

## ANNEXE

### SIMILARITÉS MORPHOLOGIQUES ENTRE LA PARTIE ANTÉRIEURE D'UN MOLLUSQUE GYMNOSOME ET LA TÊTE D'UN CHAETOGNATHE

(Fig. 2, 3 et 4)

Dans le prélèvement de 2 510 à 3 000 m de cette même station, se trouvait la partie antérieure d'un Gymnosome d'une ressemblance frappante avec la tête d'un Chaetognathe. Il s'agit vraisemblablement d'une espèce inédite, proche du genre *Cephalobrachia* que j'ai pu observer car un exemplaire de *C. macrochaeta* figure dans la collection de Gymnosomes de cette même station (entre 2 500 et 2 000 m).

La tête est massive et se termine par un proboscis. Elle porte de chaque côté six rangées contiguës de crochets, situées dans des plans parallèles. Les crochets se forment dans la région antérieure (fig. 2 a), de la même manière que chez les Chaetognathes. Il y en a douze à quinze par rangée, soit environ quatre-vingts par sac à crochets ; ces sacs sont peu développés.

A l'extrémité du proboscis s'observent les dents radulaires, avec une rangée de dents médianes finement denticulées vers l'avant, encadrée par trois rangées de dents latérales et, contre les dents radulaires proximales, un amas de papilles (rôle glandulaire ou sensoriel ?). Deux petits palpes terminent le proboscis.

A la base du proboscis s'ouvre la bouche. Sur la face opposée, on note (fig. 2) :

— une série de papilles (rôle ?) en arc de cercle pouvant préfigurer la couronne ciliaire des Chaetognathes ;

— deux organes sensoriels légèrement bombés, constitués de petites « soies » hérissées, qui pourraient être à l'origine des yeux ; les Gymnosomes ne possédant pas d'yeux, ces organes, s'ils répondent à cette hypothèse, seraient donc originaux chez cette espèce ;

— entre ces deux organes, une petite aire centrale, formée de plaquettes isolées sur lesquelles s'insère une courte épine terminée par deux ou trois pointes, qui est peut-être un vestige de la mâchoire qui existe chez certains Gymnosomes ; elle occupe la place où débouche l'organe rétro-cérébral des Chaetognathes.

— enfin, à l'intérieur de la ligne circulaire de papilles, deux courts tentacules rappelant ceux qui existent chez certaines Spadelles.

La concordance Gymnosome-Chaetognathe est encore plus frappante lorsqu'on pousse les comparaisons :

— en supposant que disparaissent cinq rangées de crochets du Gymnosome, il resterait les séries droite et gauche de crochets d'un Chaetognathe ;

— si les dents radulaires latérales externes perdaient leur rigidité et devenaient coalescentes à leur base, elles donneraient les organes vestibulaires, les dents radulaires latérales internes et moyennes devenant respectivement les dents antérieures et postérieures d'un Chaetognathe ;

— les dents radulaires médianes disparaîtraient mais des espèces primitives pourraient en conserver la trace, comme le montre la photographie de la partie antérieure de la tête

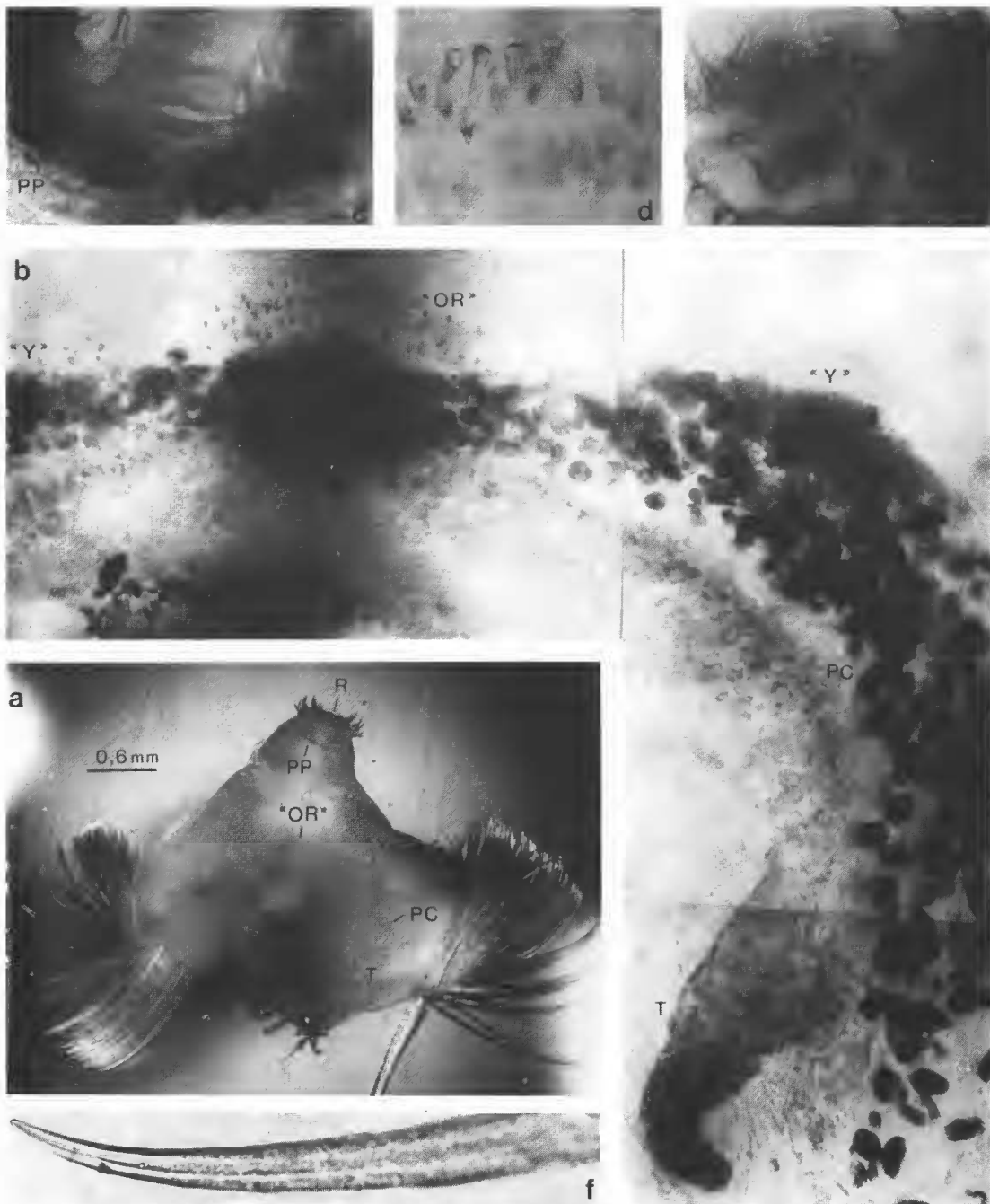


FIG. 2. — Tête d'un Gymnosome (espèce inédite) : a, vue de la face opposée à la bouche ; b, région centrale de la même face ; c, partie proximale de la radula ; d et e, détails des organes pouvant préfigurer le débouché de l'organe rétrocébral et les yeux des Chaetognathes ; f, partie terminale d'un crochet. « OR » = débouché de l' « organe rétrocébral », PC = papilles en arc de cercle, PP = papilles du proboscis, R = radula, T = tentacule, « Y » = « yeux ».

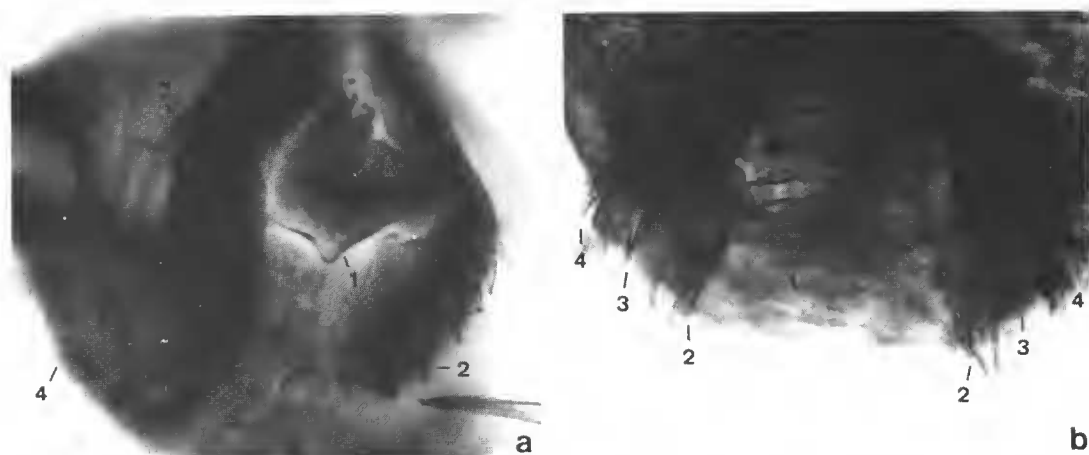


FIG. 3. — Photographies de la partie antérieure de la tête d'une jeune *Heterokrohnia murina* (a) et d'un Gymnosome inédit (b). En a et b respectivement : 1 = dent médiane et dents radulaires médianes, 2 = dents antérieures et dents radulaires latérales internes, 3 = dents postérieures et dents radulaires latérales moyennes, 4 = organes vestibulaires et dents radulaires latérales externes.

d'une jeune *Heterokrohnia murina* (fig. 3 a), où l'on voit très bien une dent impaire, de même forme que celles du Gymnosome (fig. 3 b), entre les deux séries de dents antérieures ;

— les papilles du proboscis pourraient donner les glandes céphaliques apicales de certains genres (*Archeterokrohnia*, par exemple).

La figure 4 résume les comparaisons effectuées dans la région céphalique. Il serait maintenant souhaitable d'avoir le corps entier d'un de ces Gymnosomes, pour le décrire et le comparer au reste du corps d'un Chaetognathe.

Les Chaetognathes sont tenus pour le groupe le plus isolé du règne animal (DE BEAUCHAMPS, 1960 ; GHIRARDELLI, 1968), mais c'est des Mollusques qu'ils ont été le plus souvent rapprochés bien qu'actuellement la reconnaissance de ces affinités soit tombée en désaffection. Comme eux, ils ont un système nerveux pourvu d'un double collier périœsophagien et le ganglion ventral a pu être comparé aux ganglions pédieux des Mollusques. Il est intéressant de souligner en outre que chez les Gymnosomes les viscères n'occupent pas la partie postérieure de l'organisme qui reste vide (VAN DER SPOEL, 1976), l'anus, comme chez les Chaetognathes, ne s'ouvrant pas à la partie terminale du corps ; par ailleurs, on a décrit (MARTOJA, 1965a) chez un Gymnosome un organe juxta-ganglionnaire, peut-être de nature endocrine, accolé à la face postérieure des ganglions cérébroïdes, retrouvé (1965b) chez un autre Opisthobranche (*Aplysia*) et qui occupe précisément la position de l'organe rétro-cérébral des Chaetognathes. Mais l'ovotestis est dans la partie antérieure du tronc chez les Gymnosomes, tandis que les testicules sont dans le segment caudal chez les Chaetognathes. La communication entre ovaires et testicules au travers du septum transversal chez les Chaetognathes des genres *Archeterokrohnia* et *Heterokrohnia* permet d'envisager l'éventualité du passage, dans la région postérieure du corps, de la partie mâle d'une glande hermaphrodite.

Certes, il reste encore d'autres correspondances anatomiques et physiologiques, voire embryologiques, à trouver pour affirmer que les Chaetognathes ont dérivé des Gymnosomes



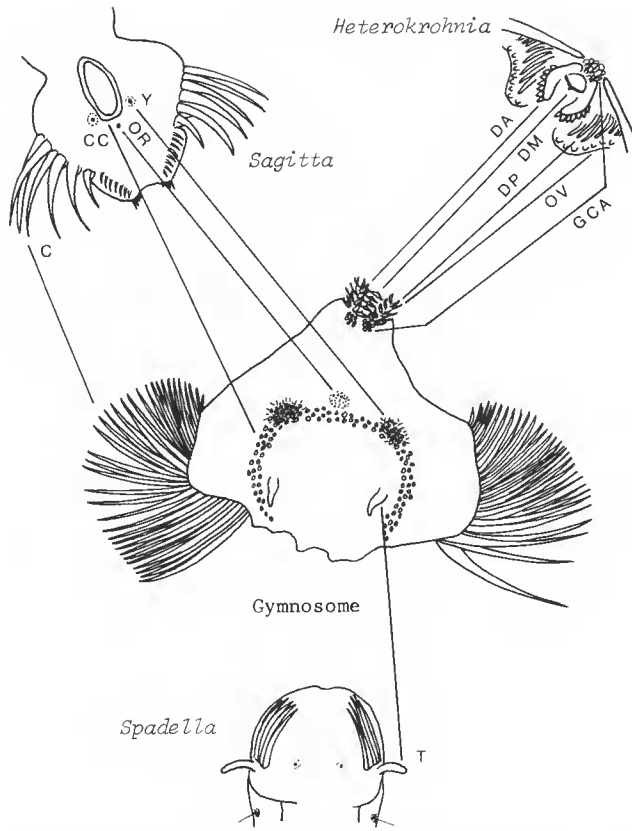


FIG. 4. — Schéma résumant les analogies morphologiques entre la tête d'un Gymnosome inédit et celle des Chaetognathes. C = crochets, CC = couronne ciliaire, DA = dents antérieures, DM = dent médiane, DP = dents postérieures, GCA = glandes céphaliques apicales, OR = organe rétrocébral, OV = organes vestibulaires, T = tentacles, Y = yeux.

ou d'un ancêtre commun ; dans ce sens, je signale la recherche, en cours, d'éventuelles variations de l'aspect de l'organe rétrocébral en fonction du cycle reproducteur des Chaetognathes, comme en présente l'organe juxta-ganglionnaire des Opisthobranches. Mais l'observation de la tête de ce Gymnosome inédit, d'une part, la description de l'appareil génital particulier des Chaetognathes de la sous-classe des Syngonata, d'autre part, apportent déjà des arguments intéressants à cette hypothèse phylogénétique. L'obstacle le plus important semble résider dans le fait que les Chaetognathes ont un développement de type Deutérostomien alors que les Mollusques sont des Protostomiens. Mais deux arguments permettent de l'écarter. D'une part, ce ne serait pas l'unique exception dans le règne animal : les Tardigrades, par exemple, en dépit de leur développement de type Deutérostomien (formation du mésoderme par entérocoelie), sont rangés parmi les Proarthropodes (qui sont des Protostomiens). D'autre part, dans une récente synthèse sur les relations phylogénétiques entre les différents embranchements d'Invertébrés, basée sur la structure des différents types

de jonctions intercellulaires septées, GREEN et BERGQUIST (1982), s'appuyant sur le travail de DUVERT *et al.* (1980) sur les Chaetognathes, soulignent la position particulière de ce phylum : « Within the Deuterostomia the Chaetognatha are reported to have both a double-septum septate junction, otherwise characteristic of mollusc and arthropod tissues, occurring in the same tissue ».

### Remerciements

J'exprime mes remerciements au Dr. Martin V. ANGEL (I.O.S., Wormley, Godalming, G.-B.) qui m'a confié l'étude de ce matériel.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANGEL, M. V., et A. DE C. BAKER, 1982. — Vertical distribution of the standing crop of plankton and micronekton at three stations in the Northeast Atlantic. *Biol. Oceanogr.*, 2 (1) : 1-30.
- BEAUCHAMP, P. DE, 1960. — Classe des Chétognathes (Chaetognatha). In *Traité de Zoologie* (éd. P. P. GRASSÉ), Paris, Masson, 5 (2) : 1500-1520.
- BOXSHALL, G. A., 1983. — Three new genera of misosphrioid Copepods from the near-bottom plankton community in the North Atlantic ocean. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 44 (2) : 103-124.
- CASANOVA, J.-P., 1985. — Description de l'appareil génital primitif du genre *Heterokrohnia* et nouvelle classification des Chaetognathes. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 301, 111 (8) : 397-402.
- 1986. — Quatre nouveaux Chaetognathes atlantiques abyssaux (genre *Heterokrohnia*) : description, remarques éthologiques et biogéographiques. *Oceanologica Acta* (à paraître).
- DUVERT, M., D. GROS, et C. SALAT, 1980. — The junctional complex in the intestine of *Sagitta setosa* (Chaetognatha) : the paired septate junction. *J. cell. Sci.*, 42 : 227-246.
- GHIRARDELLI, E., 1968. — Some aspects of the biology of the Chaetognaths. *Adv. mar. Biol.*, 6 : 271-375.
- GREEN, C. R., et P. R. BERGQUIST, 1982. — Phylogenetic relationships within the Invertebrata in relation to the structure of septate junctions and the development of « occluding » junctional types. *Cell Sci.*, 53 : 279-305.
- MARTOJA, M., 1965a. — Sur l'incubation et l'existence possible d'une glande endocrine chez *Hydromyles globulosa* Rang (*Halopsyche gaudichaudi* Keferstein) Gastéropode Gymnosome. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 260 : 2907-2909.
- 1965b. — Existence d'un organe juxta-ganglionnaire chez *Aplysia punctata* Cuv. (Gastéropode Opisthobranche). *Ibid.*, 260 : 4615-4617.
- RAMPAL, J., 1975. — Les Thécosomes (Mollusques pélagiques). Systématique et évolution. Écologie et biogéographie méditerranéennes. Thèse Doct. Etat, Univ. Provence, Marseille : 485 p.
- TOKIOKA, T., 1965. — The taxonomical outline of Chaetognatha. *Publs Seto mar. Biol. Lab.*, 12 (5) : 335-357.
- VAN DER SPOEL, S., 1976. — Pseudothecosomata, Gymnosomata and Heteropoda (Gastropoda). Bohn, Scheltema and Holkema, Utrecht : 484 p.